

УДК 576.895.342.5 : 597.554.3

**LERNAEA CYPRINACEA (COPEPODA, LERNAEIDAE)  
С КАРАСЯ ЗОЛОТОГО (CARASSIUS CARASSIUS)  
ИЗ ОЗЕРА ДЛИННОЕ  
В БАССЕЙНЕ СРЕДНЕГО ТЕЧЕНИЯ РЕКИ ВЫЧЕГДА**

© Г. Н. Доровских, Л. Р. Макарова

Показано, что в результате резкого падения численности хозяина и паразита их популяции после периода нестабильного существования, выразившегося в значительных на протяжении нескольких лет колебаниях уровня зараженности хозяина рачком, в последующие годы стабилизировались на более низком уровне численности.

Популяционная биология паразитов рыб, бурно развивающаяся последние 35 лет, позволила осуществить анализ структуры популяций, динамики и распределения численности паразитов, предложить модели паразито-хозяинных отношений, обсудить вопросы прогнозирования и определения роли паразитов в гидробиоценозах (Бауер, 1980, 1982, 1986; Иешко, 1988; Иешко и др., 2000; Доровских, 1996а, и др.). Однако реакция популяции паразита на резкое падение численности и упрощение структуры популяции своего хозяина до сих пор слабо отражена в литературе.

Исследование этого вопроса оказалось удобно вести на примере *Lernaea cyprinacea* L. с карася *Carassius carassius* (L.) из оз. Длинное, расположенного в бассейне среднего течения р. Вычегды (приток р. С. Двины). Жизненный цикл, биология и распространение *L. cyprinacea* хорошо изучены (Столяров, 1936; Grabda, 1963; Поддубная, 1969, 1973, 1978; Бауер и др., 1981; Грищенко и др., 1999, и др.). Исследовали его биологию и в бассейне р. Вычегды — крайней северо-восточной точке обнаружения этого паразита в Европе (Доровских, 1997; Смольянинова, 1998; Смольянинова, Доровских, 1999). К настоящему времени известен характер распределения рачка по телу хозяина (Доровских, 1996б), особенности реализации его жизненного цикла в этом регионе (Доровских, 2001), выяснено распределение численности паразита в популяции карася из оз. Длинное, определена роль в поддержании численности популяции лернеи разных половых и размерных группировок хозяина (Доровских, 1993). Однако в 1996 г. численность карася и рачка в этом водоеме резко снизились (Доровских, Смольянинова, 1998). Появилась возможность проследить, как изменятся взаимоотношения в системе «*Lernaea cyprinacea*—*Carassius carassius*» и как популяции хозяина и паразита поведут себя в последующие годы.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Исследования проведены в 1979—1980, 1983—1984, 1996—2003 гг. (табл. 1). Сбор паразитов осуществлен по общепринятой методике (Быховская-Павловская, 1985). Рыба отловлена в пойменных озерах на территории биостанции СГУ, которая находится в 60 км от г. Сыктывкара вверх по течению р. Вычегды.

Озера — это старицы площадью менее 1 га, с хорошо развитой водной растительностью. Озера с элементами дистрофикации в половодье соединяются друг с другом и промываются речной водой.

Все материалы обработаны статистически (Бреев, 1972; Ивантер, 1979; Федоров, 1981; Большев, Смирнов, 1983; Зайцев, 1984).

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В условиях оз. Длинное на протяжении июня зараженность копеподами карася остается постоянной (Доровских, 1993, 2001). В конце июня и в июле у раков формируются яйцевые мешки (Доровских, 2001). В середине июля уже встречаются погибающие паразиты, что наблюдалось в 1983 г. у лерней с карасей из Эжвинских озер, расположенных в бассейне среднего течения р. Вычегды, но ниже г. Сыктывкара, а также в этот и другие годы у копепод из оз. Длинное. Как следствие этого, в июле зараженность снижается, и к концу месяца хозяин может освободиться от паразита, что хорошо заметно на примере данных 1980 г. (табл. 2). В этот год во 2-й половине июля рачки на карасе не обнаружены, но в 1979 и 1999 гг. они в это время еще встречались (табл. 3). В середине августа на карасе находили почти исключительно погибших паразитов прошлой генерации. Они были представлены головной частью, находящейся в теле хозяина. Зараженность ими рыбы близка таковой во 2-й половине июля (табл. 4). В августе появляется новая генерация паразита (табл. 4), и зараженность лернеями карася возрастает (табл. 3). При этом уровень экстенсивности ( $t = 1.290$ ;  $P > 0.05$ ) и интенсивности ( $\lambda = 0.888$ ;  $P > 0.05$ ) инвазии карася молодыми рачками, хотя статистически и недостоверно, но выше чем старыми (табл. 4). Во 2-й дека-

Таблица 1

Даты сбора материала и число вскрытых рыб

Table 1. Collection dates and the number of dissected fish specimens

Дата	Число вскрытых рыб	Дата	Число вскрытых рыб
18—22.07.1979	18	22.06.1999	10
30.05.1984	17	01—12.07.1999	58
01—03.06.1984	73	15—22.07.1999	18
25—30.06.1984	74	21—26.08.1999	53
21—25.06.1996	37	20.09.1999	15
20—24.06.1997	34	24.06.2000	10
01—03.07.1997	8	23—28.06.2001	10
21—23.06.1998	63	11—12.08.2001	15
03.07.1998	19	26—28.06.2002	10
19—25.08.1998	20	24—26.06.2003	10
18—30.06.1999	19		

Таблица 2

Зараженность лернеями карася из разных озер, расположенных на территории биостанции

Table 2. The infection rate of crucians by *Lernaea* in different lakes around the biostation

Дата	Показатель зараженности		Число вскрытых рыб, экз.
	экстенсивность инвазии, %	индекс обилия, экз.	
Оз. Красивое			
02—04.07.1980	23.8 ± 9.3	0.38 ± 0.18	21
17—19.07.1980	0	0	6
Оз. Запятая			
03—12.07.1980	16.7 ± 8.8	0.22 ± 0.13	18
17—19.07.1980	0	0	7

де сентября встречены раки только нового поколения. Различия процента и интенсивности инвазии ими хозяина в августе и сентябре статистически недостоверны и близки таковым в мае.

Зараженность паразитами прошлой генерации самок и самцов карася близка, а инвазированность рачками новой генерацией различна (табл. 5), хотя и статистически недостоверна ( $\lambda = 0.516$ ;  $P > 0.05$ ). Однако, учитывая постоянно большую встречаемость рачков на самках, а не на самцах (табл. 6—9), считаем возможным дополнить сделанное ранее предположение (Доровских, 1993) о большей встречаемости лерней на самках из-за их более крупных размеров по сравнению с самцами. В августе 1998 г. размеры особей обоих полов были близки. Самцы с длиной тела 146—177 (среднее  $166.0 \pm 3.3$  мм), самки — 150—182 мм (среднее  $165.9 \pm 3.3$  мм). Тем не менее интенсивность инвазии последних выше (табл. 5). Следовательно, инвазионные стадии *L. cyprinacea*, видимо, не просто натываются на хозяина. Возможно, их могут привлекать вещества, выделяемые самками, или большую встречаемость паразита на самках хозяина обеспечивают какие-то особенности поведения последних.

Итак, к июню уровень инвазии рачками карася устанавливается на определенном для данного года уровне, поэтому июньские данные, полученные в условиях рассматриваемого района, наилучшим образом отражают численность популяции *L. cyprinacea*. К этому времени паразиты созревают, и их число стабилизируется, что, например, в условиях Ленинградской обл. происходит в мае (Столяров, 1936). Для сравнения плотности популяции паразита в разные годы возьмем сведения за июнь (табл. 3, 10, 11).

Наивысшая инвазированность рачками карася была в 1996 г. Однако, если учесть в 1984 г. рыб только средних и крупных размеров (37 экз.), то экстенсивность заражения копеподами карася в 1984 ( $83.8 \% \pm 6.1 \%$ ) и 1996 ( $75.7 \% \pm 7.0 \%$ ) гг. была статистически одинакова ( $t = 0.867$ ;  $P \gg 0.05$ ), тогда как интенсивность инвазии ( $ИО_{1984} = 1.78 \pm 0.24$ ;  $ИО_{1996} = 2.2 \pm 0.35$ ), видно, была различной. На это указывает близкое к критическому значение критерия «ламбда» ( $\lambda = 1.312$ ;  $P > 0.05$ ). В 1996 г., как и в 1984 г., отмечены достоверные различия в экстенсивности заражения лернеями самок и самцов (табл. 6, 7) и статистически значимые различия в числе раков на них

Таблица 3

Зараженность *Lernaea cyprinacea* карася из оз. Длинное в разные годыTable 3. The infection of crucians by *Lernaea cyprinacea* in the Dlinnoje Lake in different years

Показатель зараженности	Число вскрытых рыб	Даты						
		май	1—15 июня	16—30 июня	1—15 июля	16—31 июля	август	сентябрь
1979 г.								
Экстенсивность инвазии, %	18	—	—	—	—	16.7 ± 8.8	—	—
Индекс обилия, экз.		—	—	—	—	0.33 ± 0.18	—	—
1984 г.								
Экстенсивность инвазии, %	164	76.5 ± 10.3	56.2 ± 5.8	56.8 ± 5.7	—	—	—	—
Индекс обилия, экз.		2.2 ± 0.53	1.2 ± 0.18	1.2 ± 0.16	—	—	—	—
1996 г.								
Экстенсивность инвазии, %	37	—	—	75.7 ± 7.0	—	—	—	—
Индекс обилия, экз.		—	—	2.2 ± 0.35	—	—	—	—
1997 г.								
Экстенсивность инвазии, %	42	—	—	44.1 ± 8.5	37.5 ± 17.1	—	—	—
Индекс обилия, экз.				0.7 ± 0.18	0.38 ± 0.18	—	—	—
1998 г.								
Экстенсивность инвазии, %	102	—	—	36.5 ± 6.1	21.1 ± 9.4	—	60.0 ± 11.0	—
Индекс обилия, экз.		—	—	0.6 ± 0.11	0.42 ± 0.21	—	3.4 ± 1.54	—
1999 г.								
Экстенсивность инвазии, %	148	—	—	68.4 ± 10.7	84.5 ± 4.7	38.9 ± 11.5	71.7 ± 6.2	85.7 ± 13.2
Индекс обилия, экз.		—	—	2.16 ± 0.55	2.52 ± 0.27	0.39 ± 0.12	1.91 ± 0.27	1.71 ± 0.47
2000 г.								
Экстенсивность инвазии, %	10	—	—	0	—	—	—	—
Индекс обилия, экз.		—	—	0	—	—	—	—

Таблица 3 (продолжение)

Показатель зараженности	Число вскрытых рыб	Даты						
		май	1—15 июня	16—30 июня	1—15 июля	16—31 июля	август	сентябрь
2001 г.								
Экстенсивность инвазии, %	20	—	—	20.0 ± 13.0	—	—	20.0 ± 13.0	—
Индекс обилия, экз.		—	—	0.3 ± 0.21	—	—	0.5 ± 0.31	—
2002 г.								
Экстенсивность инвазии, %	10	—	—	30.0 ± 14.0	—	—	—	—
Индекс обилия, экз.		—	—	0.5 ± 0.31	—	—	—	—
2003 г.								
Экстенсивность инвазии, %	10	—	—	20.0 ± 13.0	—	—	—	—
Индекс обилия, экз.		—	—	0.3 ± 0.21	—	—	—	—

Таблица 4

Зараженность разными генерациями *Lernaea cyprinacea* карася в августе 1998 (20 экз.) и 1999 (53 экз.) гг.

Table 4. The infection of crucians by different generations of *Lernaea cyprinaceae* in August 1998 (20 specimens) and 1999 (53 specimens)

Годы	Показатели зараженности	Рачки		
		старые	молодые	старые + молодые
1998	Экстенсивность инвазии, %	$30.0 \pm 10.2$	$50.0 \pm 11.2$	$60.0 \pm 11.0$
	Интенсивность инвазии, экз.	1—3	1—31	1—31
	Индекс обилия, экз.	$0.5 \pm 0.20$	$2.9 \pm 56$	$3.4 \pm 1.54$
1999	Экстенсивность инвазии, %	$26.4 \pm 6.1$	$71.7 \pm 6.2$	$71.7 \pm 6.2$
	Интенсивность инвазии, экз.	1—3	1—8	1—8
	Индекс обилия, экз.	$0.42 \pm 0.11$	$1.89 \pm 0.26$	$1.91 \pm 0.27$

Таблица 5

Инвазированность разными генерациями рачков самок (11 экз.)  
и самцов (9 экз.) карася в августе 1998 г.

Table 5. The infection of crucian females (11 specimens)  
and males (9 specimens) by different generations of crustaceans in August 1998

Показатели зараженности	Рачки		
	старые	молодые	старые + молодые
Экстенсивность инвазии, %	33.3 ± 15.7	44.4 ± 16.6	55.6 ± 16.6
	27.3 ± 13.4	54.5 ± 15.0	63.6 ± 14.5
Интенсивность инвазии, экз.	1—3	1—9	1—9
	1—2	1—31	1—31
Индекс обилия, экз.	0.56 ± 0.34	1.44 ± 0.97	2.00 ± 0.97
	0.45 ± 0.25	4.10 ± 2.74	4.55 ± 2.71

Примечание. В числителе — зараженность рачками самцов карася; в знаменателе — самок.

Таблица 6

Зараженность рачками самцов (числитель) и самок (знаменатель) карася в июне разных лет

Table 6. The infection rate of crucian males (numerator)  
and females (denominator) by the crustaceans in June of different years

Показатели зараженности	Годы				
	1984	1996	1997	1998	1999—2003
Экстенсивность инвазии, %	47.2 ± 8.30	50.0 ± 15.82	33.3 ± 9.10	26.0 ± 6.20	25.0 ± 8.19
	65.8 ± 7.70	85.2 ± 83	60.0 ± 12.6	43.8 ± 8.80	27.3 ± 9.50
Интенсивность инвазии, экз.	1—3	1—3	1—2	1—3	1—6
	1—6	1—11	1—4	1—4	1—2
Индекс обилия, экз.	0.75 ± 0.16	0.90 ± 0.35	0.37 ± 0.11	0.38 ± 0.10	0.57 ± 0.25
	1.55 ± 0.26	2.62 ± 0.42	1.20 ± 0.34	0.81 ± 0.19	0.41 ± 0.16
Число вскрытых рыб	12	10	27	50	28
	25	27	15	32	22

Таблица 7

Уровень значимости различий в зараженности рачками самок и самцов карася  
из оз. Длинное

Table 7. The significance level of the differences in the infection rate of crucian males  
and females by the crustaceans in the Dlinnoje Lake

Показатели зараженности	Показатели точности	Годы				
		1984*	1996	1997	1998	1999—2003
Экстенсивность инвазии	t	2.014	2.217	1.675	1.673	0.183
	P	<0.05	<0.05	>0.05	>0.05	≫0.05
Индекс обилия	λ	0.491	1.191	0.919	0.801	0.246
	P	>0.05	>0.05	>0.05	>0.05	≫0.05

Примечание. \* — учтена рыба только крупных и средних размеров.

Таблица 8

Количество раков, снятых с самок и самцов карася, в июне и начале июля разных лет

Table 8. The number of crustacean specimens collected on crucian females and males in June and the beginning of July indifferent years

Пол хозяина	Годы				
	1984	1996	1997	1998	1999—2003
Самцы	$71 \pm 6.5$	$9 \pm 2.8$	$10 \pm 2.5$	$19 \pm 3.3$	$16 \pm 2.4$
	$0.41 \pm 0.04$	$0.11 \pm 0.03$	$0.36 \pm 0.09$	$0.42 \pm 0.07$	$0.64 \pm 0.07$
Самки	$104 \pm 6.5$	$71 \pm 2.8$	$18 \pm 2.5$	$26 \pm 3.3$	$9 \pm 2.4$
	$0.59 \pm 0.04$	$0.89 \pm 0.03$	$0.64 \pm 0.09$	$0.58 \pm 0.07$	$0.36 \pm 0.07$

Примечание. В числителе — число раков; в знаменателе — доля раков от общего числа собранных в конкретный год.

(табл. 8, 9). Больше копепод было на самках карася. В 1997—2003 гг. обе половые группы хозяина несли статистически одинаковое их число.

Наблюдаемые колебания зараженности лернеями карася, а также выравнивание ролей половых групп в поддержании численности паразита, вызваны изменениями среды, произошедшими в 1996 г. В стабильных же условиях уровень инвазии паразитом хозяина постоянен, как, например, в 1979—1980 (табл. 2), 1997—1998 и 2000—2003 гг. (табл. 10, 11).

До 1996 г. пойменные озера на территории биостанции университета каждую весну заливались рекой, лов рыбы происходил от случая к случаю. В уловах встречались как крупные караси с длиной тела до 340 мм, так и мелкие — до 110 мм (табл. 12). В 1996 г. из-за низкого уровня воды в реке озера не сообщались ни с рекой, ни друг с другом. В июле уровень воды в них упал так, что в оз. Длинное обнажилась довольно значительная часть дна, и озеро разделилось на 2 части. Карась подвергся интенсивному облову. В последующие годы в водоеме стала редкой мелкая форма карася. Вновь она была зарегистрирована только в 2002 г. (табл. 12). Обычными стали особи с длиной тела 145—160 мм. Кроме того, если до 1996 г. включительно соотношение самок и самцов в уловах карася из оз. Длинное было близко 1 : 1, то в последующие годы оно сместилось в пользу самцов (табл. 13, 14). Последнее статистически недостоверно, но величина критерия Стьюдента близка к критической. Значение критерия Стьюдента в 1983 г. велико из-за того, что расчеты соотношения полов в отличие от других лет сделаны по данным протоколов паразитических вскрытий, для которых отбирали рыбу некрупных размеров. Среди последних преобладали

Таблица 9

Уровень значимости различий в числе рачков, снятых с самок и самцов карася

Table 9. The significance level of the differences in the number of crustaceans collected on crucian females and males

Показатели точности	Годы				
	1984	1996	1997	1998	1999—2003
t	2.250	13.000	1.556	1.143	1.458
P	0.976	1.000	0.881	0.746	0.856

Таблица 10

Зараженность рачками карася из оз. Длинное в июне разных лет

Table 10. The infection rate of crucians from Dlinnoje Lake by the crustaceans in June of different years

Показатели зараженности	Годы								
	1984	1996	1997	1998	1999	2000	2001	2002	2003
Экстенсивность заражения, %	56.5 ± 4.9	75.7 ± 7.0	44.1 ± 8.5	36.5 ± 6.1	65.5 ± 8.78	0	20.0 ± 13.0	30.0 ± 14.0	20.0 ± 13.0
Интенсивность заражения, экз.	1—7	1—11	1—4	1—4	1—6	0	1—2	1—3	1—2
Индекс обилия, экз.	1.2 ± 0.17	2.2 ± 0.35	0.7 ± 0.18	0.6 ± 0.11	1.9 ± 0.41	0	0.3 ± 0.21	0.5 ± 0.31	0.3 ± 0.21
Число вскрытых рыб, экз.	147	37	34	63	29	10	10	10	10

Таблица 11

Достоверность различий в зараженности рачками карася в июне разных лет

Table 11. The significance level of the differences in the infection rate of crucians by the crustaceans in June of different years

Показатели зараженности	Сравниваемые годы							
	1984—1996	1996—1997	1997—1998	1998—1999	1999—2000	2000—2001	2001—2002	2002—2003
1	2	3	4	5	6	7	8	9
Экстенсивность инвазии	0.867 >0.05	2.722 <0.01	0.731 >0.05	2.589 <0.01	26.450 <0.001	4.297 >0.05	0.269 >0.05	0.269 >0.05
Индекс обилия	1.32 >0.05	2.153 <0.001	0.357 >0.05	0.662 >0.05	1.342 >0.05	0.447 >0.05	0.224 >0.05	0.224 >0.05

Примечание. В столбцах 2—5 в строке «экстенсивность инвазии» в числителе приведены значения критерия Стьюдента; в столбцах 6—9 — значения критерия Фишера; в знаменателе — P; в строке «индекс обилия» в числителе — значения критерия «ламбда»; в знаменателе — P.



Таблица 12

Размерная структура уловов карася из оз. Длинное

Table 12. The ratio of size groups in the samples of crucians from the Dlinnoje Lake

Размерные группы карася	Годы				
	1984	1996	1997	1998	1999—2003
Мелкая рыба (L = 8—11 см)	39 ± 2.7 51.3 ± 5.7	7 ± 4.0 5.6 ± 2.1	0	0	2 ± 1.4 3.9 ± 2.7
Рыба средних размеров (L = 12—18 см)	29 ± 2.7 38.2 ± 5.6	98 ± 4.0 79.0 ± 3.7	22 ± 3.2 53.4 ± 7.7	81 ± 4.1 79.4 ± 4.0	49 ± 1.4 96.1 ± 2.7
Крупная рыба (L = 18.5—34 см)	8 ± 2.7 10.5 ± 3.5	19 ± 4.0 15.3 ± 3.2	20 ± 3.2 47.6 ± 7.7	21 ± 4.1 20.6 ± 4.0	0
Число измеренных половозре- лых рыб	76	124	42	102	51

Таблица 13

Соотношение самок и самцов в уловах карася из оз. Длинное

Table 13. Sex ratio of the samples of crucians from the Dlinnoje Lake

Пол карася	Годы					
	1983	1984	1996	1997	1998	1999—2003
Самцы	31 ± 3.5 0.60 ± 0.07	78 ± 6.1 0.53 ± 0.04	58 ± 5.6 0.47 ± 0.05	27 ± 3.1 0.64 ± 0.07	59 ± 5.0 0.58 ± 0.05	28 ± 3.5 0.56 ± 0.07
Самки	21 ± 3.5 0.04 ± 0.07	69 ± 6.1 0.47 ± 0.04	66 ± 5.6 0.53 ± 0.05	15 ± 3.1 0.36 ± 0.07	43 ± 5.0 0.42 ± 0.05	22 ± 3.5 0.44 ± 0.07
Число учтенных рыб	52	147	124	42	102	50

Примечание. В числителе — число рыб; в знаменателе — доля от общего числа учтенных рыб в конкретный год.

самцы (Доровских, 1993). К 2000 г. соотношение полов статистически нормализовалось, но в уловах по-прежнему преобладали самцы.

Итак, низкий паводок 1996 г. и интенсивный лов рыбы привели к изменению не только уровня зараженности карася *L. cyprinacea*, но и размерного и полового состава популяции этого вида рыб в оз. Длинное.

Таблица 14

Уровень значимости различий в числе самок и самцов карася в уловах из оз. Длинное

Table 14. The significance level of the differences in the number of crucian females and males in the samples from the Dlinnoje Lake

Показатели точности	Годы					
	1983	1984	1996	1997	1998	1999—2003
t	1.429	0.738	0.714	1.935	1.600	0.857
P	0.838	0.516	0.516	0.943	0.890	0.610

Примечание. Использован критерий Стьюдента для сравнения сопряженных величин (Ивантер, 1979).

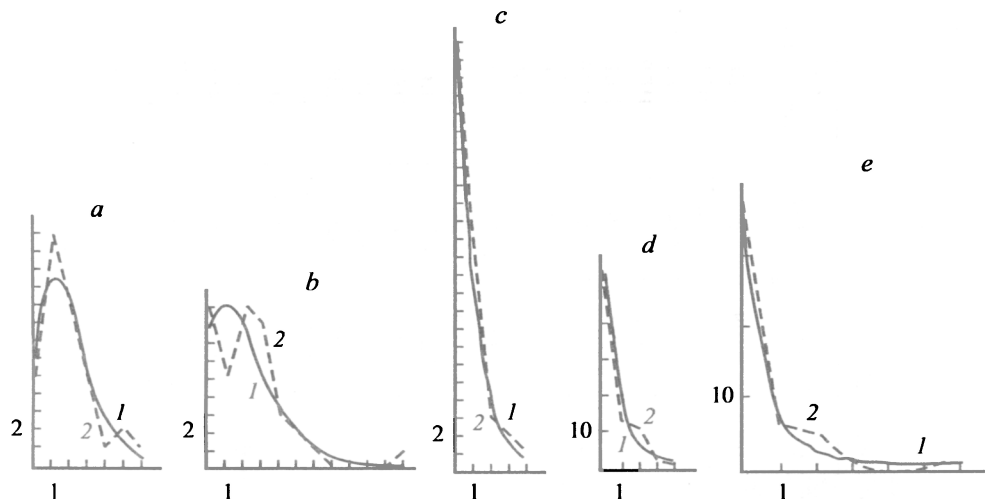


Рис. 1. Распределение *Lernaea cyprinacea* у карасей из оз. Длинное в разные годы. 1 — теоретический ряд негативного биномиального распределения; 2 — эмпирическое распределение. По оси ординат — частоты; по оси абсцисс — количество копепоид на одной особи хозяина. а — 1984 г. ( $n = 36$ ;  $M = 1.83$ ;  $k = 10.8$ ;  $P > 0.2$ ); б — 1996 г. ( $n = 37$ ;  $M = 2.16$ ;  $k = 2.52$ ;  $P < 0.1$ ); в — 1997 г. ( $n = 42$ ;  $M = 0.67$ ;  $k = 1.57$ ;  $P = 0.94$ ); д — 1998 г. ( $n = 82$ ;  $M = 0.6$ ;  $k = 0.55$ ;  $P = 0.77$ ); е — 1999–2003 гг. ( $n = 50$ ;  $M = 0.5$ ;  $k = 0.31$ ;  $P \gg 0.2$ ).

Fig. 1. Distribution of *Lernaea cyprinacea* on crucians from the Dlinnoje Lake in different years.

Для проверки сделанного вывода определили характер распределения рачка в популяции карася в разные годы, поскольку тип распределения паразита в популяции хозяина в конечном итоге характеризует паразито-хозяйинные отношения (Бреев, 1972).

Распределение копепоид в половозрелой части популяции карася в целом и у его самок в 1984, 1997–2003 гг. удовлетворительно аппроксимировалось негативно биномиальным распределением, тогда как в 1996 г. соответствие эмпирического распределения теоретическому не превышало в первом случае 10, а во втором — 20 % (рис. 1, 2; табл. 15).

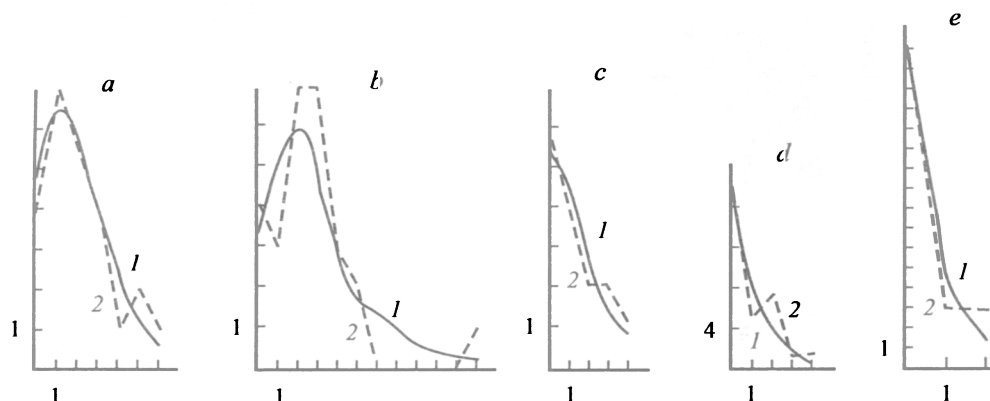


Рис. 2. Распределение лерней у самок карася в разные годы. а — 1984 г. ( $n = 25$ ;  $M = 2.04$ ;  $k = 6.21$ ;  $0.8 < P < 0.9$ ); б — 1996 г. ( $n = 27$ ;  $M = 2.62$ ;  $k = 3.15$ ;  $0.1 < P < 0.2$ ); в — 1997 г. ( $n = 15$ ;  $M = 1.20$ ;  $k = 2.67$ ;  $P = 0.82$ ); д — 1998 г. ( $n = 32$ ;  $M = 0.81$ ;  $k = 0.91$ ;  $P = 0.59$ ); е — 1999–2003 гг. ( $n = 22$ ;  $M = 0.41$ ;  $k = 0.7$ ;  $P > 0.66$ ). Остальные обозначения те же, что и на рис. 1.

Fig. 2. Distribution of *Lernaea* in females of *Carassius carassius* in different years.

Таблица 15

Параметры распределения лерней у карася из оз. Длинное

Table 15. Parameters of the *Lernaea* distribution on crucians from the Dlinnoje Lake

Годы	Пол карася	n	M	m <sub>M</sub>	s <sup>2</sup>	s <sup>2</sup> /M	k	χ <sup>2</sup>	K(λ)	P(%)	Тип распределения
1984	Самцы + самки	36	1.83	0.24	2.14	1.17	10.80	1.164	0.279	>20	НБР
										0.178	НБР
1996	То же	37	2.16	0.35	4.42	2.05	2.52	5.93	—	<10	НБР
1997	» »	42	0.67	0.15	0.96	1.43	1.57	—	0.073	94	НБР
1998	» »	82	0.60	0.10	0.82	1.36	0.55	—	0.311	76	НБР
1999	» »	10	1.4	0.58	3.63	2.59	1.19	—	0.083	» 20	НБР
2001	» »	10	0.3	0.21	0.47	1.57	0.47	—	0.057	» 20	НБР
2002	» »	10	0.5	0.31	1.00	2.00	0.56	—	0.071	» 20	НБР
2003	» »	10	0.3	0.21	0.47	1.57	0.47	—	0.057	» 20	НБР
1999—2003	» »	50	0.5	0.15	1.19	2.39	0.31	—	0.025	» 20	НБР
1984	Самцы	11	1.36	0.24	0.65	0.48	—	—	0.3	» 20	БР
1996	»	10	0.90	0.35	1.21	1.34	2.61	—	1.2	» 1	НБР
							—	—	1.57	» 1	БР
1997	»	27	0.37	0.11	0.32	0.86	—	—	0.07	» 20	БР
1998	»	50	0.38	0.10	0.53	1.39	0.79	—	0.176	86	НБР
1999—2003	»	28	0.57	0.25	1.74	3.05	0.23	—	0.212	99.9	НБР
1984	Самки	25	2.04	0.33	2.71	1.33	6.21	0.05	—	>80	НБР
1996	»	27	2.62	0.42	4.85	1.85	3.15	2.40	—	<20	НБР
1997	»	15	1.20	0.34	1.74	1.45	2.67	—	0.232	82	НБР
1998	»	32	0.81	0.19	1.19	1.47	0.91	—	0.530	59	НБР
1999—2003	»	22	0.41	0.16	0.54	1.32	0.70	—	0.284	>66	НБР

Примечание. n — исследовано рыб, M — индекс обилия, m<sub>M</sub> — ошибка, s<sup>2</sup> — дисперсия, k — агрегированность, χ<sup>2</sup> — хи-квадрат, K(λ) — критерий Колмогорова, P — вероятность, НБР — негативно биномиальное распределение, БР — биномиальное распределение.

У самцов карася в 1984 и 1997 гг. распределение копепод соответствовало биномиальному распределению, в 1998 и 1999—2003 гг. — негативно биномиальному. Данные за 22 июня 1999 г. и за 20-е числа июня 2000—2003 гг. объединены, в силу того что характер распределения рачков в популяции хозяина и уровень зараженности ими карася статистически одинаковы (табл. 11, 15). В 1996 г. тип распределения паразита у самцов хозяина определить не удалось (рис. 3; табл. 15).

В 1998 и 1999—2003 гг. у лерней с самок и самцов карася стал одинаковым не только тип распределения численности в популяции хозяина, но и коэффициенты « $k$ » как мера возможного скопления особей паразита на одной особи хозяина (Бреев, 1972) стали близкими (табл. 15). Таким образом, с 1998 г. половые группы хозяина, видимо, стали равноценными в поддержании численности паразита

Плотность популяции паразита, выраженная через коэффициент агрегации « $k$ », в 1998 г. уменьшилась по сравнению с 1984 г. в 19.6 раза. У групп карася, игравших разные роли в поддержании численности паразита, значения коэффициентов « $k$ » различались в 14—15.1 раза (Доровских, 1993). Таким образом, можно заключить, что в 1996 г. произошел перелом в жизнедеятельности популяций *L. cyprinacea* и его хозяина, приведший их к существованию на более низком уровне численности.

Полученные результаты согласуются с гипотезами критических уровней развития природных систем (Жирмунский, Кузьмин, 1999) и биокванта как единицы дискретности организации и фактора эволюции биосистем (Пучковский, 1997). Согласно первой из них, при изменении численности популяции в 15 и более раз происходит ее распад, либо стабилизация на более низком уровне численности; согласно второй, популяция, выведенная

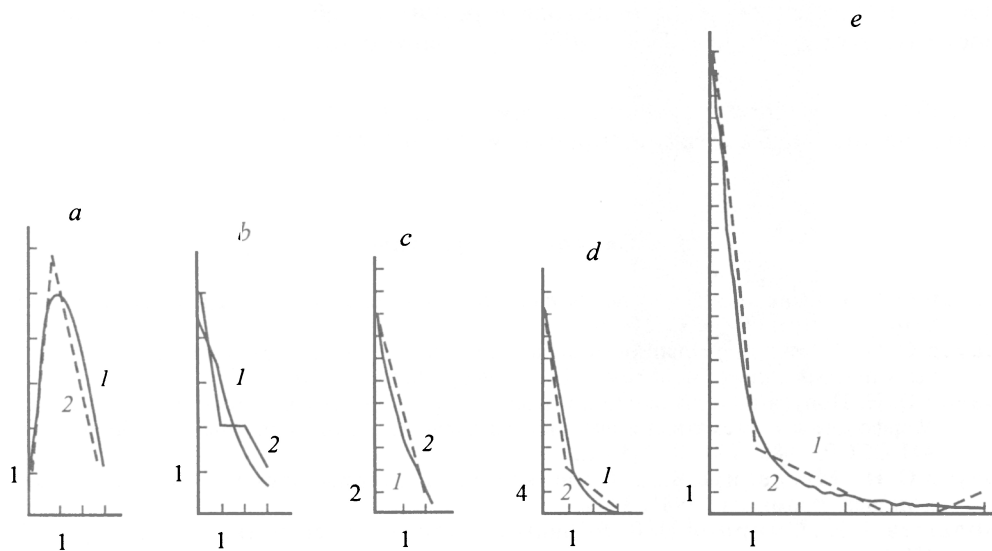


Рис. 3. Распределение рачков у самцов карася в разные годы.

1 (a, c) — теоретический ряд биномиального распределения; 1 (b, d, e) — теоретический ряд негативного биномиального распределения; 2 — эмпирическое распределение. a — 1984 г. ( $n = 11$ ;  $M = 1.36$ ;  $P > 0.2$ ); b — 1996 г. ( $n = 10$ ;  $M = 0.9$ ;  $k = 2.61$ ;  $P < 0.01$ ); c — 1997 г. ( $n = 27$ ;  $M = 0.37$ ;  $P > 0.2$ ); d — 1998 г. ( $n = 50$ ;  $M = 0.38$ ;  $k = 0.79$ ;  $P = 0.86$ ); e — 1999—2003 гг. ( $n = 28$ ;  $M = 0.57$ ;  $k = 0.23$ ;  $P > 0.99$ ). Остальные обозначения те же, что и на рис. 1.

Fig. 3. Distribution of copepods in males of *Carassius carassius* in different years.

из стабильного состояния, «может погибнуть, восстановить status quo и, наконец, существенно изменить собственную организацию и при этом выжить» (с. 554).

Проиллюстрируем сказанное на приведенных в этой работе материалах.

В 1984 г. карась с малой длиной тела, а также самцы и самки карася со средней и наибольшей длиной тела, видимо, представляли собой 3 отличные друг от друга по выполняемой ими роли в поддержании численности лерней группировки хозяина (Доровских, 1993). Этот вывод согласуется с утверждением о разной роли размерно-возрастных группировок хозяина в поддержании численности паразитов (Бреев, 1972; Иешко, 1983, и др.).

Основной из этих трех групп являлась группа самок со средней и наибольшей длиной тела (Доровских, 1993), что подтверждается не только большей зараженностью паразитом их, но и хорошим согласованием распределения рачка у них ( $\chi^2 = 0.05$ ;  $P = 80\%$ ) с негативно-биномиальным распределением.

В 1996 г. размерная структура популяции карася упростилась, что не могло не вызвать изменений во взаимоотношениях паразита и хозяина. Карась утратил регулирующее воздействие на паразита. Это отразилось в увеличении интенсивности инвазии рачком рыбы и отсутствии согласования данных с негативно-биномиальным распределением. Известно, что в поддержании численности популяции паразитов играют роль особи, обитающие на более устойчивых к заражению хозяевах, т. е. те паразиты, которые распределены агрегировано (Иешко, 1988).

С 2001 г. значение экспоненты «k» стало меняться в небольших пределах (табл. 15), что говорит о близком из года в год характере паразито-хозяинных отношений у рассмотренных групп карася. Последнее, видимо, можно расценивать как достижение популяцией паразита после периода нестабильного существования, выразившегося в резких колебаниях уровня зараженности рачком хозяина в 1997—2000 гг., нового стабильного состояния.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 04-04-96030).

#### Список литературы

- Бауер О. Н. Популяционная экология паразитов рыб, состояние и перспективы // Паразитол. сб. 1980. Т. 29. С. 24—34.
- Бауер О. Н. Регуляция численности паразитов в пресноводных экосистемах // Гельминты в пресноводных биоценозах. М.: Наука, 1982. С. 4—16.
- Бауер О. Н. Популяционная экология паразитов рыб, некоторые итоги и перспективы // Морфология, систематика и фаунистика паразитических животных. Тр. Зоол. ин-та АН СССР. 1986. Т. 155. С. 4—12.
- Бауер О. Н., Мусселиус В. А., Стрелков Ю. А. Болезни прудовых рыб. М.: Легкая и пищев. промышл., 1981. 320 с.
- Большев Л. Н., Смирнов Н. В. Таблицы математической статистики. М.: Наука, 1983. 416 с.
- Бреев К. А. Применение негативного биномиального распределения для изучения популяционной экологии паразитов // Методы паразитол. исслед. Л., 1972. Вып. 6. 70 с.
- Быховская-Павловская И. Е. Паразиты рыб. Руководство по изучению. Л.: Наука, 1985. 122 с.
- Грищенко Л. И., Акбаев М. Ш., Васильков Г. В. Болезни рыб и основы рыбоводства. М.: Колос, 1999. 456 с.

- Доровских Г. Н. Распространение *Lernaea cyprinacea* (Copepoda: Lernaeidae) в популяции карася // Паразитология. 1993. Т. 27, вып. 1. С. 90—96.
- Доровских Г. Н. *Cystidicoloides tenuissima* (Nematoda: Ascarophididae) в популяциях своих хозяев в условиях бассейна реки Мезень // Паразитология. 1996а. Т. 30, вып. 4. С. 357—363.
- Доровских Г. Н. Локализация *Lernaea cyprinacea* (Copepoda: Lernaeidae) на теле карася // Паразитология. 1996б. Т. 30, вып. 6. С. 540—544.
- Доровских Г. Н. Паразитофауна *Carassius carassius* (L.) северо-востока европейской части России // Экологический мониторинг паразитов. Тез. докл. СПб., 1997. С. 45—46.
- Доровских Г. Н. *Lernaea cyprinacea* (Copepoda: Lernaeidae) в условиях бассейна среднего течения реки Вычегды // Паразитология. 2001. Т. 35, вып. 2. С. 154—158.
- Доровских Г. Н., Смольянинова Е. Н. Распространение *Lernaea cyprinacea* (Copepoda: Lernaeidae) в популяции *Carassius carassius* в условиях бассейна среднего течения реки Вычегды // Всерос. науч. конф. «Взаимоотношения паразита и хозяина». Тез. докл. М., 1998. С. 22.
- Жирмунский А. В., Кузьмин В. И. Критические уровни в развитии природных систем. Л.: Наука, 1990. 223 с.
- Зайцев Г. Н. Математическая статистика в экспериментальной ботанике. М.: Наука, 1984. 424 с.
- Ивантер Э. В. Основы практической биометрии (введение в статистический анализ биологических явлений). Петрозаводск: Изд-во Карелия, 1979. 94 с.
- Иешко Е. П. Структура и динамика численности популяций *Discocotyle sagittata* (Monogenea, Discocotylidae) // Паразитология. 1983. Т. 17, вып. 2. С. 107—111.
- Иешко Е. П. Популяционная биология гельминтов рыб. Л.: Наука, 1988. 118 с.
- Иешко Е. П., Евсеева Н. В., Стерлигова О. П. Роль паразитов рыб в пресноводных экосистемах на примере паразита корюшки (*Osmerus eperlanus*) // Паразитология. 2000. Т. 34, вып. 2. С. 118—124.
- Поддубная А. В. Испытание органических красителей для борьбы с лернеозом // Прудовое рыбоводство. М., 1969. С. 214—218.
- Поддубная А. В. Изменчивость и специфичность лерней прудовых рыб // Тр. ВНИИПРХа. 1973. Т. 22. С. 159—173.
- Поддубная А. В. К зоогеографии ракообразных рода *Lernaea* Linne, 1746 // Тр. ВНИИПРХа. 1978. Т. 27. С. 111—124.
- Пучковский С. В. Дискретность потоков жизни во времени: эволюционное значение биоквантов // Сиб. экол. журн. 1997. Т. 4, вып. 6. С. 553—558.
- Смольянинова Е. Н. Паразитофауна карася золотого северо-востока европейской части России // V Молодеж. науч. конф. «Актуальные проблемы биологии». Тез. докл. Сыктывкар, 1998. С. 180—181.
- Смольянинова Е. Н., Доровский Г. Н. Паразитофауна карася золотого озер среднего и нижнего течений р. Печора // VI Молодеж. науч. конф. «Актуальные проблемы биологии и экологии». Тез. докл. Сыктывкар, 1999. С. 228—229.
- Столяров В. П. Наблюдения над циклом развития *Lernaea cyprinacea* и ее патогенное влияние на кожные ткани рыбы // Тр. Ленингр. общ-ва естествоисп. 1936. Т. 65, вып. 2. С. 239—253.
- Федоров К. П. Математические методы изучения популяций паразитов // Итоги науки и техники ВИНТИ. Зоопаразитология. 1981. Т. 7. С. 134—184.
- Grabda J. Life cycle and morphogenesis of *Lernaea cyprinacea* L. // Acta parasit. Pol. 1963. Vol. 9, N 14. P. 169—198.

Сыктывкарский государственный университет

Поступила 28 IV 2005

LERNAEA CYPRINACEA (COPEPODA, LERNAEIDAE)  
FROM CRUCIAN CARP CARASSIUS CARASSIUS FROM THE DLINNOJE LAKE  
IN THE MIDDLE STREAM OF THE VYCHEGDA RIVER

G. N. Dorovskikh, L. R. Makarova

*Key words:* *Lernaea cyprinacea*, *Carassius carassius*, infection rate, population dynamics.

SUMMARY

Till 1996 the Vychegda River's flood lakes at the territory of the biological station of the Syktyvkar University were overflowed every spring by water so that fishing took place from time to time. In 1996 a low flood level and intensive fishing resulted in the change of the infection rate of crucians by *Lernaea*, as well as in the change of the size and sex ratios of the crucian population in the Dlinnoje Lake. Thus, the size pattern of the crucian population became simpler, and it led to the changes in parasite-host relation. As a result, the intensity of the invasion of crucians by *Lernaea cyprinacea* have increased and the distribution of the parasite in the host population does not fit by the negative-binomial distribution. Crucian females and males play an equal role in the maintenance of the parasite population.

In 1984 crucian females of medium and large body length played the main role in that process. Functions of other host groups (fishes of small body length, males) were different.

Up to 2001 a significance of «k»-exponent of the negative-binomial distribution, describing the number of copepods in the mature part of crucian population, changed with a small range that suggests a stability of parasite-host relationship in the investigated crucian groups. We suppose that after a period of an unstable state in 1997–2000 the population of the parasite reached a new stable state.